ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XVII, 2, 1983

УДК 576.895.132

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ НЕМАТОД РОДА NEOAPLECTANA И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ РАБДИТИД

С. Э. Спиридонов, Ф. Н. Белостоцкая

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Обсуждаются особенности строения нематод рода *Neoaplectana*. Выделяются вероятные родственные группы рабдитид. Предлагается изменение в системе отряда.

Отряд Rhabditida объединяет нематод с различным образом жизни: сапробионтов, фитонематод, паразитов позвоночных и беспозвоночных животных. Некоторые группы должны рассматриваться как промежуточные между сапробионтами и истинными паразитами. К числу таких групп относятся неоаплектаны и сходные с ними экологически нематоды рода *Heterorhabditis*. Целью настоящей работы было дополнить существующие данные по морфологии и образу жизни нематод рода *Neoplectana* и выявить филогенетические связи этой своеобразной группы в пределах отряда Rhabditida.

Изучали строение живых и фиксированных неоаплектан из культур, поддерживаемых в Лаборатории гельминтологии АН СССР. Главным объектом изучения был вид — *Neoplectana feltiae* Filipjev, 1934, а также изучалась *N. carpocapsae* Weiser, 1955. Из гетерорабдитисов исследовали нематоду *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar, 1975, выделенную из почвы в Литовской ССР (по мнению С. Л. Блиновой эти нематоды представляют собой особый вариетет — *H. bacteriophora* var. *lituanica*).

Удовлетворительное описание морфологии неоаплектан дано в работах Пойнара (Poinar, 1979) и Веремчук (1969). Мы остановимся подробно лишь на морфологии некоторых структур, важных для понимания положения этой группы в системе нематод. Веремчук отмечает, что стома неоаплектан широкая без зубов. Стенки стомы образованы двумя кутикулярными кольцами, и еще одно кутикулярное утолщение соответствует дну стомы (рис. 1, *а*). Кутикулярная выстилка переднего отдела пищевода, до впадения протоков пищеводных желез, утолщена. Закладка основных элементов стомы неоаплектан происходит во время развития личинки первой стадии. Так, у ранней личинки первой стадии *N. feltiae* стома не сформирована и пищевод непосредственно примыкает к кутикуле головного конца (рис. 1, *б*). В конце первой стадии личинка имеет продолговатую стому, в которой четко различаются три отдельных кутикулярных утолщения. Передняя часть пищевода личинки, как и у взрослых нематод, выстлана утолщенной кутикулой (рис. 1, *в*). Наблюдения за живыми личинками показывают, что эта часть пищевода функционирует как клапан. Ротовое отверстие неоаплектан окружено 6 треугольными губами, в каждой из которых имеется два нервных окончания. На поверхности головного конца, на уровне дна стомы, расположены 4 сильно выступающие папиллы, особенно сильно развитые у самцов. На этом же уровне расположены отверстия амфидов (рис. 1, *а*). Пищевод неоаплектан имеет слабо выраженный истмус. Передняя часть средней кишки (провентрикулюс), примыкающая к пищеводу, расширена. Сокращениями передней части тела пищевод может вдавливаться в расширенную переднюю часть кишки, что приводит к перемешиванию ее содержимого. Количество и форма клеток, образующих провентрикулюс *N. feltiae* и *N. carpocapsae*, различны, что делает этот признак перспективным для видовой диагностики в пределах рода.

У самки, кроме папилл головного конца, имеется лишь пара дейрид. У самца, кроме того, имеются генитальные папиллы, среди которых можно выделить два ряда вентролатеральных, две пары латеральных, пару дорсолатеральных и непарную аданальную папиллу (рис. 1, *д*, *е*). Последняя выглядит ребристой и имеет проток, отходящий в глубь гиподермы. Остальные папиллы не имеют подобных структур. Половая система самки чрезвычайно сильно развита. Половые трубки достигают ректума и базального бульбуса, где загибаются. В загнутой части половой трубки расположена герминативная зона, беспорядочно забитая овоцитами. На перегибе половой трубки ее стенки толстые и сократимые. Через этот участок, функционирующий как яйцевод, проходит одновременно по несколько яиц, которые выталкиваются в дистальную часть матки. В этой части матки были обнаружены амебовидные клетки, ранее не упоминавшиеся в литературе. Такие клетки длиной 6—7 мкм могут встре-

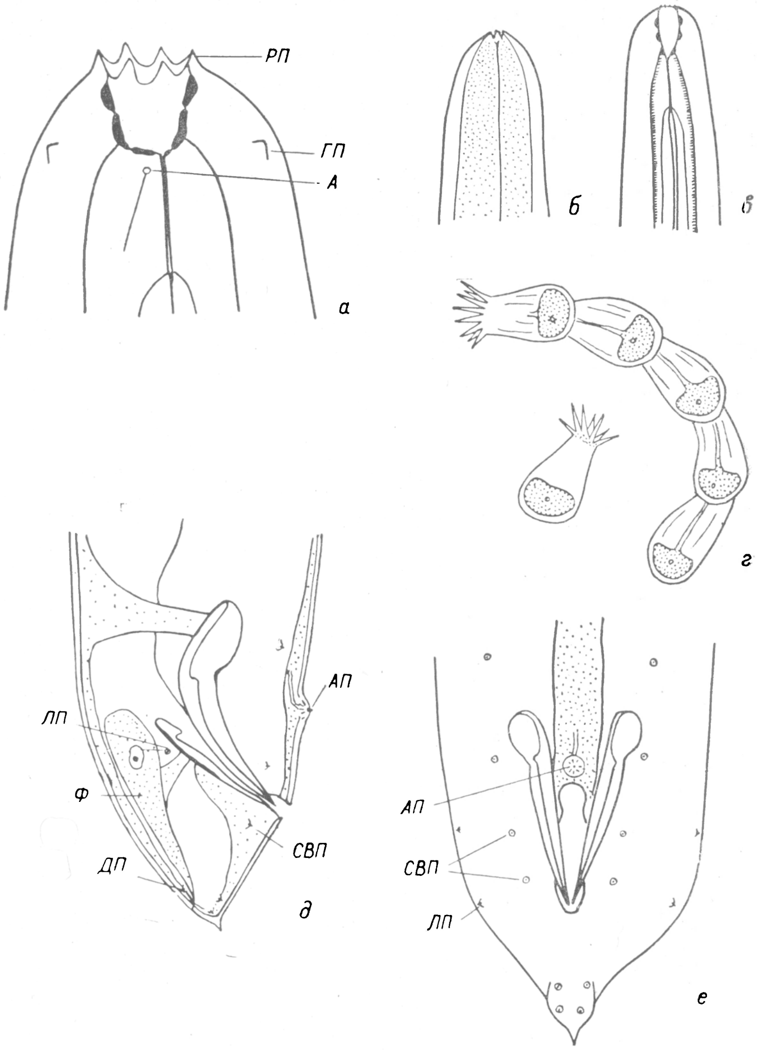

Рис. 1. Морфология *Neoaplectana feltiae*.

а — головной конец самца (латерально), *б* — головной конец ранней личинки I стадии, *в* — головной конец личинки I стадии перед вылуплением из яйца, *г* — амебовидные объекты из половых трубок самок неоаплектан, *д* — хвостовой конец самца (латерально), *е* — хвостовой конец самца (вентрально). *РП* — ротовые папиллы, *ГП* — головные папиллы, *А* — амфид, *ЛП* — латеральные папиллы, *СВП* — субвентральные папиллы, *Ф* — фазмида, *ДП* — дорсолатеральные папиллы, *АП* — аданальная непарная папилла (супплемент).

чаться отдельно и в цепочках (рис. 1, *г*). Отдельная такая клетка имеет на одном конце полушаровидное ядро, а на другом шевелящиеся псевдоподии. Находясь в цепочках, такие клетки могут передвигаться между яйцами благодаря сокращениям, пробегающим вдоль всей цепочки. Эти сокращения, по-видимому, вызываются фибриллами, различимыми в стенках клеток. При изучении самцов такие клетки обнаружены не были. Известно, что спермии нематод могут менять свой облик, попадая в половые пути самок. В то же время способ движения цепочек этих клеток необычен для спермиев нематод.

Как это отмечалось ранее (Poinar, 1975, 1979; Веремчук, 1977), неоаплектаны и гетерорабдитиды развиваются в трупах насекомых, погибших от микрофлоры, внесенной нематодами. Для изучения этой микрофлоры инвазионных личинок неоаплектан по методике, предложенной Пойнаром (Poinar, 1966), поверхностно стерилизовали и помещали в висячую каплю гемолимфы вощинной моли. Далее развившихся бактерий помещали на различные среды. Контролем служил высев бактерий из гемолимфы насекомых, убитых нематодами. Параллельно высевали на различные среды поверхностно стерилизованных и растертых личинок нематод. В этом случае контролем служил высев на микроорганизмы последней промывной жидкости с целыми нематодами после их стерилизации. Поверхностная стерилизация осуществлялась в 3%-ном растворе перекиси водорода в течение 5—7 мин. Культивирование бактерий про-

Морфологические и физиолого-биохимические характеристики бактериальных штаммов, ассоциированных с *Heterorhabditis bacteriophora* и *Neoaplectana feltiae*

Свойства	Бактериальные штаммы			
	Hba	Hbo	Nfa	Nfb
N=25				
Длина палочки (в мкм)	2.0—58.0	2.8—12.0	1.6	1.6
Ширина палочки (в мкм)	0.8—1.0	0.7—2.0	0.7	0.8
Диаметр сферической клетки (в мкм)	—	1.1—1.7	—	1.0
Подвижность	+	+	+	+
Спорообразование	—	—	—	—
Присутствие запасных питательных веществ	+	+	—	—
Окраска по Граму	—	—	—	—
Рост в анаэробных условиях	+	+	+	+
Биолюминесценция	+	+	—	—
Пептонизация молока	+	+	+	—
Коагуляция молока	—	—	+	+
Разжижение желатины	+	+	+	+
Образование ацетилметилкарбинола	—	—	—	—
Восстановление нитратов	—	—	—	+
Гидролиз крахмала	—	—	—	—
Каталазная активность	+	+	+	+
Глюкоза	+	+	+	+
Галактоза	W	W	W	+
Сахароза	+	+	+	+
Манноза	W	+	+	+
Лактоза	—	W	W	+
Ксилоза	W	—	+	+
Мальтоза	—	—	+	+
Арабиноза	—	—	+	+
Рафиноза	W	W	W	+
Рамноза	W	W	W	W
Маннит	+	+	+	+
Глицерин	+	+	+	+

Примечание. Hba, Hbo — бактериальные штаммы, выделенные из *Heterorhabditis bacteriophora*; Nfa, Nfb — бактериальные штаммы, выделенные из *Neoaplectana feltiae*; минус — отрицательная реакция; плюс — положительная реакция; W — слабая реакция.

водилось при 25° на различных жидких и агаризованных средах в аэробных и анаэробных условиях.

Бактерии, выделенные из кишечника инвазионных личинок, давали при посеве весьма неоднородные картины. Наряду с постоянно выделяющимися штаммами наблюдались сменные культуры бактерий, состав которых зависит, вероятно, от субстрата, на котором развились нематоды. Нами были изучены свойства двух постоянно выделяющихся штаммов бактерий из *N. feltiae*.

Штамм Nfa образует колонии кремовато-желтого цвета, округлые, плоские, непрозрачные, с гладкой поверхностью, ровным краем. Клетки палочковидной формы (1.6×0.7 мкм) со слегка заостренными концами, подвижные, одиночные или парами, редко короткими цепочками, неспорообразующие. Факультативный анаэроб, в анаэробных условиях размеры клеток несколько больше. Воздействует на молоко, разжижает желатину, в той или иной степени усваивает почти все углеводы, обладает каталазной активностью (см. таблицу).

Штамм Nfb образует колонии белого цвета, на средах с некоторыми углеводами и на среде с желатиной образуется розовый пигмент, с возрастом переходящий по краям колонии в сиреневато-синий. Колонии мелкие, непрозрачные, гладкие, блестящие, плоские с ровным краем. Клетки палочковидной формы (1.6×0.8 мкм), иногда округлые с диаметром 1 мкм. Окраска по Граму отрицательная. При изучении физиологических свойств выяснилось, что культура хорошо развивается на всех предложенных углеводных средах, использует желатину, пептонизирует молоко, восстанавливает нитраты, обладает каталазной активностью, способна к росту в анаэробных условиях (см. таблицу).

Анализируя физиологические особенности исследованных бактерий, можно заметить, что все они достаточно нетребовательны к питательным средам, т. е. обладают широким набором ферментов, позволяющих им существовать на самых различных питательных субстратах. Вследствие этого можно предположить, что изучаемые бактерии обитают не только в ассоциации нематода — насекомое, но и в почвенных сапробиотических очагах. В эксперименте неоаплектаны развивались на мелкоразрубленных насекомых, разлагающихся под действием разнообразных бактерий. Развивающиеся в таком «сапробиотическом очаге» неоаплектаны были очень мелки и малоплодовиты. Возможность такого развития свидетельствует об определенной экологической пластичности этих нематод.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенно остро вопрос о положении неоаплектан в системе отряда Rhabditida встал в связи с обнаружением группы нематод, чрезвычайно похожей на них экологически — гетерорабдитид. Так, если Хан (Khan e. a., 1976) рассматривает гетерорабдитид как представителей сем. Steinernematidae, то Пойнар (Poinar, 1975), основываясь на наличии у гетерорабдитид бурсы и гермафродитного поколения, выделил этих нематод в отдельное сем. Heterorhabditidae. Изучение морфологии имевшихся в нашем распоряжении *H. bacteriophora* позволяет привести дополнительные факты, подтверждающие обособленность сем. Heterorhabditidae от неоаплектан. Так, головной конец гетерорабдитисов не имеет круга из 4 головных папилл. Овоциты лежат в герминативной зоне половой трубки в 1—2 ряда, а не беспорядочно, как у неоаплектан. В месте перегиба стенки половой трубки гетерорабдитисов тоньше и значительно менее сократимы по сравнению с неоаплектанами. Особо отметим обнаружение у *H. bacteriophora* дополнительной экскреторной системы (Спиридонов, 1981). Как это отмечалось ранее, все папиллы хвостового конца самца *H. bacteriophora* входят в состав бурсы, непарной аданальной папиллы нет. Как показали наши опыты, в отличие от неоаплектан гетерорабдитисы могут развиваться только в насекомых, погибших от ассоциированной с ними микрофлоры. Из гетерорабдитисов постоянно выделялся только один бактериальный вид, представляющий собой крупные грамотрицательные палочки, образующие красно-оранжевый пигмент и обладающие биолюминесценцией. По культуральным особенностям два штамма этого вида аналогичны бактериальной культуре обнаруженной в *H. bacteriophora* из Каролины (Poinar e. a., 1977).

По своим биохимическим свойствам культура бактерий из гетерорабдитисов очень сходна с вышеописанными штаммами из неоаплектан (см. таблицу). Постоянная однородность культур микроорганизмов, связанных с гетерорабдитисами, свидетельствует также и о сильной конкурентоспособности этих микроорганизмов.

По совокупности морфологических признаков гетерорабдитиды близки к сем. Rhabditidae. Особенно подчеркивает родство этих групп наличие у обеих дополнительной экскреторной системы, представляющей собой рудимент множественных экскреторных желез плектоидей.

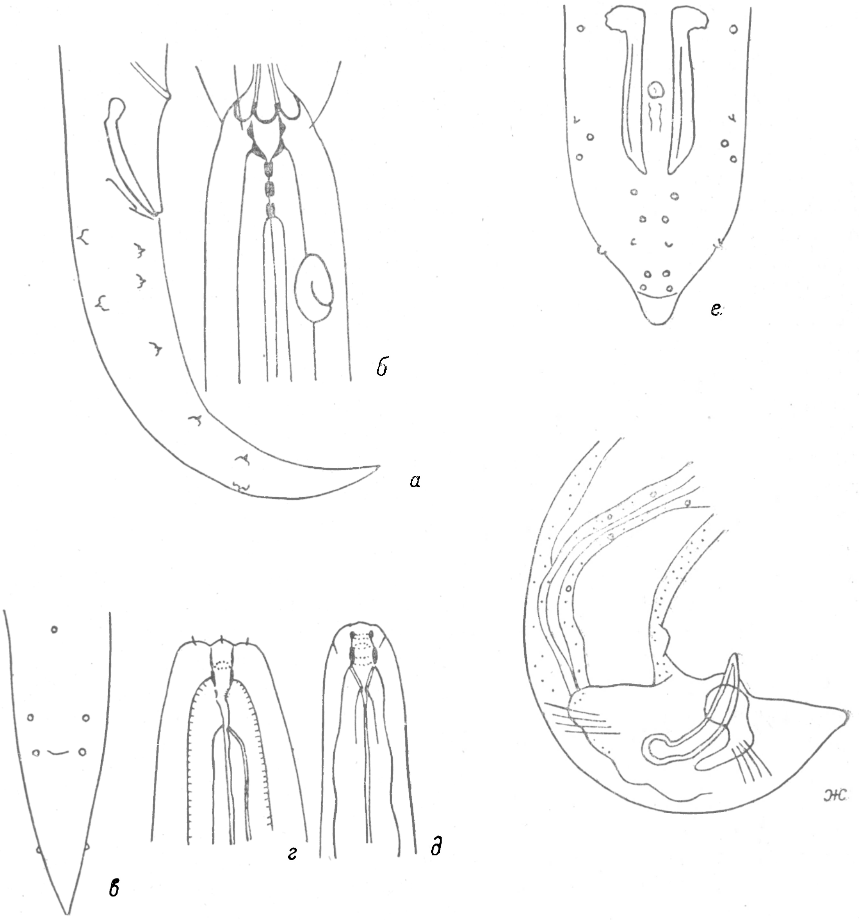

Рис. 2. Морфология нематод родственных неоаплектанам.

а — хвостовой конец самца *Euteratocephalus palustris* Andrassy, 1958 (латерально), *б* — головной конец *E. palustris* (латерально), *в* — хвостовой конец самца *Alloionema appendiculata* Schneider, 1859 (вентрально), *г* — головной конец *A. appendiculata*, *д* — головной конец *Rhabditophanes* (*Cheilobus*) *schneideri* Goodey, 1953, *е* — хвостовой конец *Parastrongyloides chrysochloris* Quentin, 1969 (вентрально), *ж* — хвостовой конец *P. chrysochloris* (латерально). *а*—*д* — по Goodey, 1963, *в* — по Скрябин и др., 1954, *е*, *ж* — по Quentin 1971.

Особенности морфологии неоаплектан заставляют искать их место вне подотряда Rhabditina. Строение стомы и пищевода, отсутствие бурсы у неоаплектан сближают их с панагролаймидами и цефалобидами (подотряд Cephalobina). Серьезным препятствием к такому сближению является дидельфность половой системы самок неоаплектан (у панагролаймид и цефалобид — монодельфная). Парамонов (1958, 1962), придавая большее значение строению стомы и хвостового конца самца, рассматривал дидельфных нематод сем. Alloionematidae как цефалобин. Андраши выводит сем. Alloionematidae из состава подотряда Cephalobina, основывая для них отдельное надсемейство в подотряде Rhabditina (Andrassy, 1976). Анализ соотношения моно- и дидельфных форм в различных семействах класса нематод показал, что монодельфность возникает часто в пределах семейств, и таким образом, не может использоваться для разграничения крупных таксонов (Lorenzen, 1978). Однако нематоды сем. Alloionematidae чрезвычайно близки к неоаплектанам по ряду признаков. Стенки стомы *Alloionema* и *Cheilobus* образованы двумя кутикулярными утолщениями. Еще одно утолщение соответствует дну стомы. Кутикулярное утолщение в пищеводе тянется до впадения пищеводных желез (рис. 2, *г*, *д*). Хвостовой конец *Alloionema* наряду с вентролатеральными и латеральными папиллами несет непарную аданальную папиллу (рис. 2, *в*). Аллойонемы, как известно, — паразиты наземных моллюсков, а хейлобусы — сапробионты, но связанные форетически с стафилинидами и коллемболами (Ritter, Theodorides, 1965). В жизненном цикле аллойонем выделяют паразитическое и свободноживущее (сапробиотическое) поколения. Если паразитическому поколению *Alloionema* можно уподобить размножение неоаплектан в трупах насекомых, погибших от специфической микрофлоры, то сапробиотическое поколение *Alloionema* напоминает размножение неоаплектан в разрубленных насекомых, разлагающихся под действием разнообразных бактерий. Любопытным фактом, указывающим на возможную эволюцию в сторону истинного паразитизма, является развитие *N. glaseri* в живых насекомых (Веремчук, 1977). Смерть насекомого при этом наступает от истощения через 20—30 дней, а не через 1—2 дня, как обычно при бактериальной септицемии, которая в таких случаях не развивается. Следовательно, в пределах семейств Alloionematidae и Steinernematidae прослеживается линия становления паразитизма от хейлобусов, связанных с насекомыми форетически, через неоаплектан к истинному паразитизму аллойонем. Отметим, что с «продвижением» по этой линии вырабатывается способность к чередованию свободноживущих и паразитических поколений.

Необходимо отметить, что на основании сходства формы пищевода неоаплектан, аллойонем и нематод рода *Rhabdias* сближали Штаммер и Вахек (Stammer, Wachek, 1952).

Системы, предложенные Парамоновым (1958, 1962) и Андраши (Andrassy, 1976), не включают нематод — паразитов животных. Поэтому образующуюся группу из семейств Alloionematidae и Steinernematidae мы сравнили с другими семействами, включающими паразитов животных.

Нематоды семейств Angiostomatidae и Agfidae, обладающие призматической стомой, имеющие бурсу у самцов и лишенные круга из 4 головных папилл и аданальной папиллы у самца, должны быть приближены к сем. Rhabditidae. Это сближение подтверждается наличием дополнительной экскреторной системы у нематоды *Angiostoma limacis* Dujardin, 1845 (Chitwood, Chitwood, 1950).

Представители сем. Daubayliidae рассматриваются как группа, близкая к панагролаймидам (Скрябин и др., 1954). Сходны с панагролаймидами и недавно описанные паразиты мух-журчалок — сирфонематиды (сем. Syrphonematidae) (Laumond, Lyon, 1971).

Сем. Strongyloididae характеризуется непризматической стомой, отсутствием бурсы, дидельфной половой системой самки. Совокупность этих признаков не позволяет включить стронгилоидид ни в подотряд Rhabditina, ни в состав монодельфных цефалобин (надсем. Cephaloboidea). Сближение этого семейства с семействами Alloionematidae и Steinernematidae представляется наиболее естественным. Стронгилоидиды развиваются с образованием свободноживущего и паразитического поколений. Еще Сера (Seurat, 1915; цит. по: Roman, 1965) на этом основании сближал роды *Alloionema* и *Strongyloides*. Сравнение хвостового конца самца стронгилоидиды *Parastrongyloides chrysochloris* с хвостовым концом самца неоаплектаны показывает их значительное сходство, усиливающееся наличием у стронгилоидид крупной непарной аданальной папиллы. Остальные генитальные папиллы расположены аналогично неоаплектанам (Quentin, 1971) (рис. 2, *е*, *ж*). На головном конце стронгилоидид имеется круг из 4 крупных папилл.

Неясен вопрос о положении в системе рабдитид сем. Rhabdiasidae. Стома рабдиазид чашевидная. Половая система самки дидельфная. У самцов *Rhabdias* бурсы нет, и расположение папилл аналогично расположению генитальных папилл неоаплектан. Нет, однако, аданальной папиллы. У самцов рода *Entomelas* между папиллами латерального ряда «натянуты» узкие крылья, и, таким образом, в семейство Rhabdiasidae входят и формы со своеобразной бурсой. Экскреторная система *Rhabdias* представлена двумя мешковидными клетками, что отделяет рабдиазид от всех остальных представителей отряда Rhabditida. Поэтому мы предлагаем вплоть до переисследования морфологии рабдиазид считать это семейство группой неясного систематического положения.

Таким образом, в отряде Rhabditida имеется 3 семейства (штейнернематиды, аллойонематиды и стронгилоидиды), имеющие много общих черт. Группой, объединяющей эти семейства, может быть надсем. Alloionematoidea, рассматриваемое, однако, как часть подотряда Cephalobina. Андраши (Andrassy, 1976) выводит нематод подотряда Cephalobina от тератоцефалид. Поместив в состав этого подотряда надсем. Alloionematoidea, мы не нарушаем стройности его гипотезы. Действительно, среди нематод сем. Teratocephalidae имеется род *Euteratocephalus* с дидельфной половой системой самки. Головной конец *Euteratocephalus* несет круг из 6 ротовых щетинок и 4 головных (рис. 2, *а*, *б*). Их расположение соответствует расположению папилл аллойонематоидей. Стенки ротовой полости *Euteratocephalus* образованы двумя кутикулярными утолщениями, а еще одно соответствует дну (Goodey, 1963). Особенно напоминает аллойонематоидей хвостовой конец самца *Euteratocephalus* (рис. 2, *б*). Его супплементарный орган расположен там, где у аллойонематоидей лежит непарная аданальная папилла. Мы предполагаем, что эти образования гомологичны.

Аллойонематоидеи, вероятно, являются группой цефалобин, филетически связанной с дидельфными тератоцефалидами. Приводим переработанный диагноз этого надсемейства: Superfam. Alloionematoidea (Chitwood et McIntosh, 1934, subfam).

Cephalobina, головной конец несет круг из 6 ротовых папилл и круг из 4 головных папилл. Амфиды поровидные на уровне головных папилл. Стома не призматическая, состоит из отдельных рабдионов. Пищевод цилиндрический или почти цилиндрический. Истмус (если есть) выражен слабо. Половая система самок дидельфная. У самца две отдельные спикулы и рулек. Бурсы нет. Имеются латеровентральные, латеральные и пара дорсолатеральных генитальных папилл, а также непарная аданальная папилла.

Экологически связаны с животными (форетически, сапробионты особого типа или паразиты) различных групп — моллюсками, насекомыми, позвоночными. Для истинных паразитов характерно чередование паразитических и свободноживущих поколений.

В состав надсем. Alloionematoidea мы включаем 3 семейства: Alloionematidae (Chitwood et McIntosh, 1934); Strongyloididae Chitwood et McIntosh, 1934; Steinernematidae Chitwood et Chitwood, 1937.

Литература

Веремчук Г. В. К вопросу анатомо-морфологических особенностей нематод рода Neoaplectana (Rhabditida, Steinernematidae). — В кн.: Матер. научн. конф. Всес. о-а гельминтол. Ч. 2, М., 1969, с. 152—158.

Веремчук Г. В. Энтомопатогенные нематоды семейства Steinernematidae и их роль в регуляции численности насекомых. — В кн.: Свободноживущие, почвенные, энтомопатогенные и фитонематоды. Л., 1977, с. 98—102.

Парамонов А. А. Главные направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тиленхид. — Зоол. жури., 1958, т. 37, вып. 5, с. 736—749.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1962. 479 с.

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Соболев А. А., Парамонов А. А., Судариков В. Е. Определитель паразитических нематод. Т. 4. М., Изд-во АН СССР, 1954. 927 с.

Спиридонов С. Э. О дополнительной экскреторной системе энтомопатогенной нематоды Heterorhabditis bacteriophora. — Зоол. журн., 1981, т. 61, вып. 12, с. 1887—1888.

Andrassy I. Evolution as a basis for the systematization of nematodes. Akademiai Kiado, Budapest, 1976. 288 p.

Chitwood B. J., Chitwood H. B. An introduction to nematology. 1. Baltimore, 1950. 213 p.

Goodey T. Soil and freshwater nematodes. London. Methuen Co LTD, 1963. 543 p.

Khan A., Brooks W. M., Hirschmann H. Chromonema heliothidis n. gen., n. sp. (Steinernematidae, Nematoda) a parasite of Heliothis zea (Noctuidae, Lepidoptera) and other insects. — J. Nematol., 1976, vol. 8, N 2, p. 159—168.

Laumond C., Lyon J.-P. Le parasitisme de Syrphonema intestinalis n. g. n. sp., aux depens des Syrphydes (Insectes, dipteres) et la nouvelle famille des Syrphonema-

tidae (Nematoda, Rhabditida). — C. R. Acad. Sc. Paris, 1971, t. 272, N 13, p. 1789—1792.

Lorenzen S. New and known gonadal characters in free-living nematodes and their phylogenetic implication. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 1978, vol. 16, N 2, p. 108—115.

Poinar G. O. The presense of Achromobacter nematophilus in the infective stage of Neoaplectana sp. (Steinernematidae, Nematoda). — Nematologica, 1966, vol. 12, N 1, p. 105—108.

Poinar G. O. Description and biology of a new insect parasitic rhabditoid, Heterorhabditis bacteriophora n. gen. n. sp. (Rhabditida, Heterorhabditidae n. fam). — Nematologica, 1975, vol. 21, N 4, p. 463—470.

Poinar G. O. Nematodes for biological control of insects. CRC Press Inc., 1979. 277 p.

Poinar G. O., Thomas G. M., Hess R. Characteristics of the specific bacterium associated with Heterorhabditis bacteriophora (Heterorhabditidae, Rhabditida). — Nematologica, 1977, vol. 23, N 1, p. 97—102.

Quentin J.-C. Sur les modalites d'evolution chez guelgues lignees d'helminthes de rongeurs Muroidea. ORSTOM, Paris, 1971 (These de doctorat d'etat es sciences naturelles). — Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. Parasitol., vol. 9, N 2, p. 176.

Ritter M., Theodorides A. Subfam. Cephalobidae. — In: Grasse, Traite de zoologie. Nemathelmintes. T. 4. Paris, Masson et C., 1965, p. 776—793.

Roman E. Fam. Strongyloididae. — In: Grasse, Traite de zoologie. Nemathelmintes. T. 4. Paris, Masson et C., 1965, 758—765.

Stammer H. J., Wachek F. Eine neue insektparasitische Nematode, Carabonema hasei n. gen. n. sp. (Carabonematidae n. fam.). — Zool. Anz. 1952, Bd 148, H. 5—8, S. 185—193.

NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF NEMATODES OF THE GENUS NEOAPLECTANA AND THEIR POSITION IN THE SYSTEM OF RHABDITIDS

S. E. Spiridonov, F. N. Belostotzkaya

SUMMARY

On the basis of the authors' and literary data an attempt was made to revise relationships between neoaplectans and other members of the order Rhabditida. Due to the similarity in the structure of the cephalic end, stoma and copulatory organ neoaplectans, strongyloidids and alloionematids are united into the superfamily Alloionematoidea which is transferred into the suborder Cephalobina. Unpaired adanal papilla characteristic of males of alloionematids is regarded as a formation homologous to the supplement.